植 物 分 类 与 资 源 学 报 2014, **36** (1): 1~6
Plant Diversity and Resources DOI: 10.7677/ynzwyj201413024

中国水青冈属（壳斗科）叶结构及分类学意义*

曹小燕[1,2]，曹 明[1**]，邓 敏[3]
（1 广西壮族自治区、中国科学院广西植物研究所，广西 桂林 541006；2 广西师范大学生命科学学院，广西 桂林 541004；3 中国科学院上海辰山植物科学研究中心，上海 松江 201602）

摘要：叶结构对壳斗科（Fagaceae）现存植物和化石的鉴定具有重要意义。通过对水青冈属 5 种植物叶结构特征进行细致的研究，结果发现水青冈属植物叶脉有羽状弓形脉、羽状半达缘脉两种类型；三级脉有波状对生贯穿、互生贯穿及混合贯穿三种类型；小脉缺失、简单无分支或一次分支；脉间区发育良好，网眼有三边形、四边形和五边形三种类型，排列规则；具齿种类叶齿由齿主脉和齿侧脉构成，齿侧脉环状。研究结果表明水青冈属二级脉与更高级脉序形成的结构稳定且存在种间差异，具重要分类学价值。基于水青冈属叶结构特征观察结果，本次研究编制了水青冈属植物的分种检索表；参照已有研究结果并结合重要外部形态学特征，编制了壳斗科相关类群分属检索表。

关键词：壳斗科；水青冈属；叶结构；分类学意义
中图分类号：Q 944，Q 949 **文献标识码**：A **文章编号**：2095-0845(2014)01-001-06

Leaf Architecture and Its Taxonomic Significance in *Fagus* (Fagaceae) within China*

CAO Xiao-Yan[1,2], CAO Ming[1**], DENG Min[3]
(1 *Guangxi Institute of Botany*, *Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences*, Guilin 541006, China; 2 *Guangxi Normal University*, Guilin 541004, China; 3 *Shanghai Chenshan Plant Sciences Research Center*, *Chinese Academy of Sciences*, Shanghai 201602, China)

Abstract: Leaf architecture is a key diagnostic feature used to identify both fossil and extant plants. This is especially true in the Fagaceae. In this paper, we report a comprehensive study of leaf architectures of five species of *Fagus* (Fagaceae) in China. Our results show that venation pattern is restricted to the semicraspedodromous and brochidodromous types, tertiary veins are sinuous opposite percurrent, alternate percurrent, and mixed percurrent, and that veinlets are absent or unbranched or branched once. Areoles are well developed and of irregular triangle, quadrangle and pentagonum in shape. They are regularly arranged and a tooth is formed by the principal and accessory veins, with the tooth accessory vein being looped. Leaf margins are sinuous or sinuous with teeth. Our results also indicated that the secondary vein and higher level vein features were stable characters, that differed among the five species. They could be used, therefore, as important diagnostic features for identifying these species. Based on the differences and similarities of leaf architectures, keys used to identify *Fagus* species in China were revised. Moreover, based on a comparison of our results with those of former leaf anatomy studies in the Fagaceae, a key based on leaf architecture of Fagaceae genera was also revised.

Key words: Fagaceae; *Fagus*; Leaf architecture; Taxonomic significance

* 基金项目：国家自然科学基金项目“广西壳斗科生物质能植物调查与评价”（30960040）；国家自然科学基金项目“东亚亚热带常绿阔叶林广布树种青冈的谱系地理学研究”（31100154）
** 通讯作者：Author for correspondence; E-mail: caoming135@126.com
收稿日期：2013-02-26，2013-05-30 接受发表
作者简介：曹小燕（1988-）女，硕士研究生，研究方向：广西壳斗科植物的分类与分布。E-mail: caoxiaoyangx@163.com

水青冈属（*Fagus* L.）为壳斗科落叶乔木，全世界约10种，主要分布在北温带及亚热带地区，是北半球落叶阔叶林或常绿落叶阔叶混交林的重要组成成分。中国有4种，主要分布在秦岭淮河以南，西起西藏东南部，向东分布到浙江、台湾（洪必恭和安树青，1993；李建强，1996a；Huang等，1999）。水青冈属是壳斗科中一个相对特化的类群（李建强，1996b），以往主要依据叶片质地、总梗长度、总苞上的苞片类型及形状等外部形态特征对水青冈属植物进行分类。由于水青冈属植物上述外部形态特征常常受环境因素影响而发生较大变异，有些性状存在交叉现象，从而引起分类混乱，关于水青冈属植物的种类数量尚存在争论。张永田（1966）采用小种概念，在整理标本基础上认为国产水青冈属有10种1变种；Huang等（1999）采用大种概念，认为水青冈属有4种。叶结构分析方法在植物系统与分类学上有重要作用（Hickey，1973），并且得到广泛应用（李浩敏和Hickey，1988；孙航等，1991；曹明等，2009）。Zhou等（1995）、Luo和Zhou（2002）分别对壳斗科栎亚属（*Quercus* subgenus *Quercus*）、青冈亚属（*Q. subgenus Cyclobalanopsis*）进行了叶结构分析，发现叶结构特征在这两个亚属中具有重要的系统学和分类学意义；喻诚鸿和陈泽濂（1991）描述了国产水青冈属水青冈（*F. longipetiolata*）的叶结构特征。但迄今为止尚未见关于水青冈属其他种类叶结构特征研究的报道。本文采用叶结构分析方法，对水青冈属5种植物叶结构特征进行了细致的研究，旨在补充和完善水青冈属植物叶结构特征的基础资料，并寻找对该属具有系统学和分类学价值的叶结构性状。

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验材料全部采自中国科学院华南植物园标本馆（IBSC）和广西植物研究所标本馆（IBK）。实验样品为成熟叶片，全部采自腊叶标本。详细资料见表1。

1.2 实验方法

叶脉制取方法参考李浩敏（1987）。（1）成熟叶片用10%氢氧化钠（NaOH）溶液浸泡6 d，溶解叶肉等组织；（2）清水漂洗，2%乙酸中和残留碱，清水洗净；（3）25%次氯酸钠（$NaHClO_2$）漂白脱色20 min，清水漂洗；（4）250%水合氯醛（$CCl_3CH(OH)_2$）透明24 h；（5）系列酒精脱水，1%番红染色2 h；（6）中性树胶封片，Nikon SMZ1500体视显微镜下观察拍照。

叶形态、叶结构描述术语主要参照Ellis等（2009）并结合相关文献资料（谢淦等，2012）。

2 观察结果

2.1 水青冈属基本的叶形态结构特征

水青冈属植物的叶形多为卵形或近椭圆形，两侧略不对称；叶尖急尖，叶基部急尖或外凸；叶缘浅波状或浅波状具齿，齿无腺体。叶脉为羽状脉序，有羽状半达缘脉和羽状弓形脉2种类型；主脉粗度纤细至中等，脉形笔直或中部以上表现出一定程度的波状；二级脉直行，分叉为锐角，角度在25°~65°之间，上端二级脉夹角角度比下端尖；三级脉为贯穿型，与中脉呈钝角；叶缘末级脉弯曲形成脉环；脉间区发育完全，网眼为三、四或五边形；无小脉、小脉简单或一次分支。水青冈属叶结构特征详见表2。

2.2 水青冈属重要的叶结构特征描述

脉序类型（Type of venation）：有半达缘脉序和弓形脉序两种类型。半达缘脉序：二级脉在叶缘内分为两支，一支入齿成为齿主脉，另一支向上延伸与相邻的二级脉分支出来的三级脉及三级脉分支相连形成几个小环从而与二级脉相连，形成非典型的环，见于*F. longipetiolata*、*F. hayatae*和*F. lucida*三种植物（图1：1，2，6）。弓形脉序：二级脉向上弯，与相邻二级脉相连，形成环形，见于*F. engleriana*和*F. crenata*两种植物（图1：3，8）。

三级脉结构（Intercostal tertiary vein fabric）：水青冈属三级脉有波状对生贯穿、互生贯穿及混合贯穿三种类型。波状对生贯穿：大多数三级脉平行穿越于相邻的两条二级脉间，但三级脉的弯曲方向有变化。互生贯穿：大多数三级脉在二级脉间区中央有规则分支。混合贯穿：三级脉同时兼有对生和互生的贯穿脉脉形。

小脉（Veinlets）：*F. longipetiolata*无小脉或小脉简单无分支，*F. lucida*小脉简单无分支或一次分支，*F. engleriana*无小脉。水青冈属的小脉出现了无小脉→小脉无分支→小脉一回分支的变化趋势。

表 1　实验材料及凭证标本

Table 1　Materials and voucher specimens

类群 Taxon	产地 Locality	凭证标 Voucher
水青冈 *Fagus longipetiolata* Seem.	中国，云南 China，Yunnan	曹明（M. Cao）0367（IBK）
光叶水青冈 *F. lucida* Rehd. et Wils.	中国，广西 China，Guangxi	曹明（M. Cao）041033（IBK）
米心水青冈 *F. engleriana* Seem.	中国，四川 China，Sichuan	杨光辉（G.H. Yang）65075（IBSC）
台湾水青冈 *F. hayatae* Palib. et Wils.	中国，台湾 China，Taiwan	Suzuki-Tokio. ST18514（IBSC）
圆齿水青冈 *F. crenata* Blume	日本，山形县 Japan，Yamagata prefecture	S. Ikeda 1564（IBSC）

表 2　水青冈属叶结构特征

Table 2　Leaf architecture data in *Fagus* L.

分类群 Taxon	叶缘类型 Maigin type	粗二级脉构架的类型 Major 2° vein framework	二级脉数量 Number of 2° veins	三级脉结构 Intercostal tertiary vein fabric	四级脉结构 Quaternary vein fabric	小脉分支情况 FEV termination	叶片大小 Laminar size	图 1 Fig.1
水青冈 *F. longipetiolata*	浅波状具齿 Sinuous and toothed	半达缘脉 Semi-craspedodromous	11	混合贯穿 Mixed percurrent	互生贯穿 Alternate percurrent	缺失或不分支 Absent or unbranched	中型叶 Mesophyll	1，4，7
光叶水青冈 *F. lucida*	浅波状具齿 Sinuous and toothed	半达缘脉 Semi-craspedodromous	11	波状对生贯穿 Sinuous opposite percurrent	互生贯穿 Alternate percurrent	多数具一个分支 Mostly one branched	中型叶 Mesophyll	6，9
台湾水青冈 *F. hayatae*	浅波状具齿 Sinuous and toothed	半达缘脉 Semi-craspedodromous	7	互生贯穿 Alternate percurrent	互生贯穿 Alternate percurrent	缺失或不分支 Absent or unbranched	偏小型叶 Notophyll	2，10
米心水青冈 *F. engleriana*	浅波状 Sinuous	简单弓形脉 Simple brochidodromous	10	混合贯穿 Mixed percurrent	互生贯穿 Alternate percurrent	缺失 Absent	中型叶 Mesophyll	3，5
圆齿水青冈 *F. crenata*	浅波状 Sinuous	简单弓形脉 Simple brochidodromous	13	波状对生贯穿 Sinuous opposite percurrent	互生贯穿 Alternate percurrent	缺失或不分支 Absent or unbranched	中型叶 Mesophyll	8，11

脉间区（Areoles）：叶缘浅波状具齿种类围成网眼的末级脉较粗（图 1：4，9，10），叶缘浅波状种类围成网眼的末级脉较细（图 1：5，11）。网眼有三边形、四边形和五边形三种类型，排列规则。

叶缘类型（Margin type）：有浅波状具齿、浅波状两种类型。浅波状具齿叶缘：二级脉在叶缘内分支，一支入齿，另一支与上端相邻的粗二级脉相连形成脉环，叶缘由锯齿和浅波状凸起复合形成特殊的浅波状具齿叶缘（*F. longipetiolata*，图 1：7）。浅波状叶缘：二级脉在叶缘内不分支，与上端相邻二级脉相连形成环，叶缘呈波状（*F. engleriana*，图 1：3）。

叶齿特征（Tooth characters）：水青冈属具齿种类，齿无腺体，二级脉入齿前分支，齿脉序由齿主脉和齿侧脉构成，齿主脉终止于齿尖，侧脉环状。*F. longipetiolata* 齿主脉走向笔直，偏向离轴一侧，齿主脉末端游离，齿形为 ST/ST（离基侧与近基侧均笔直）；*F. lucida* 齿主脉走向为向轴，向轴侧的齿侧脉与齿主脉在顶端汇合，齿主脉不游离，齿形为 CC/RT（离基侧内凹，近基侧笔直）。*F. hayatae* 齿主脉走向弯曲，齿主脉末端游离，齿形为 ST/RT（离基侧笔直，近基侧反曲）。

叶缘末级脉（Marginal ultimate venation）：边缘末级脉向后弯曲，形成环状。

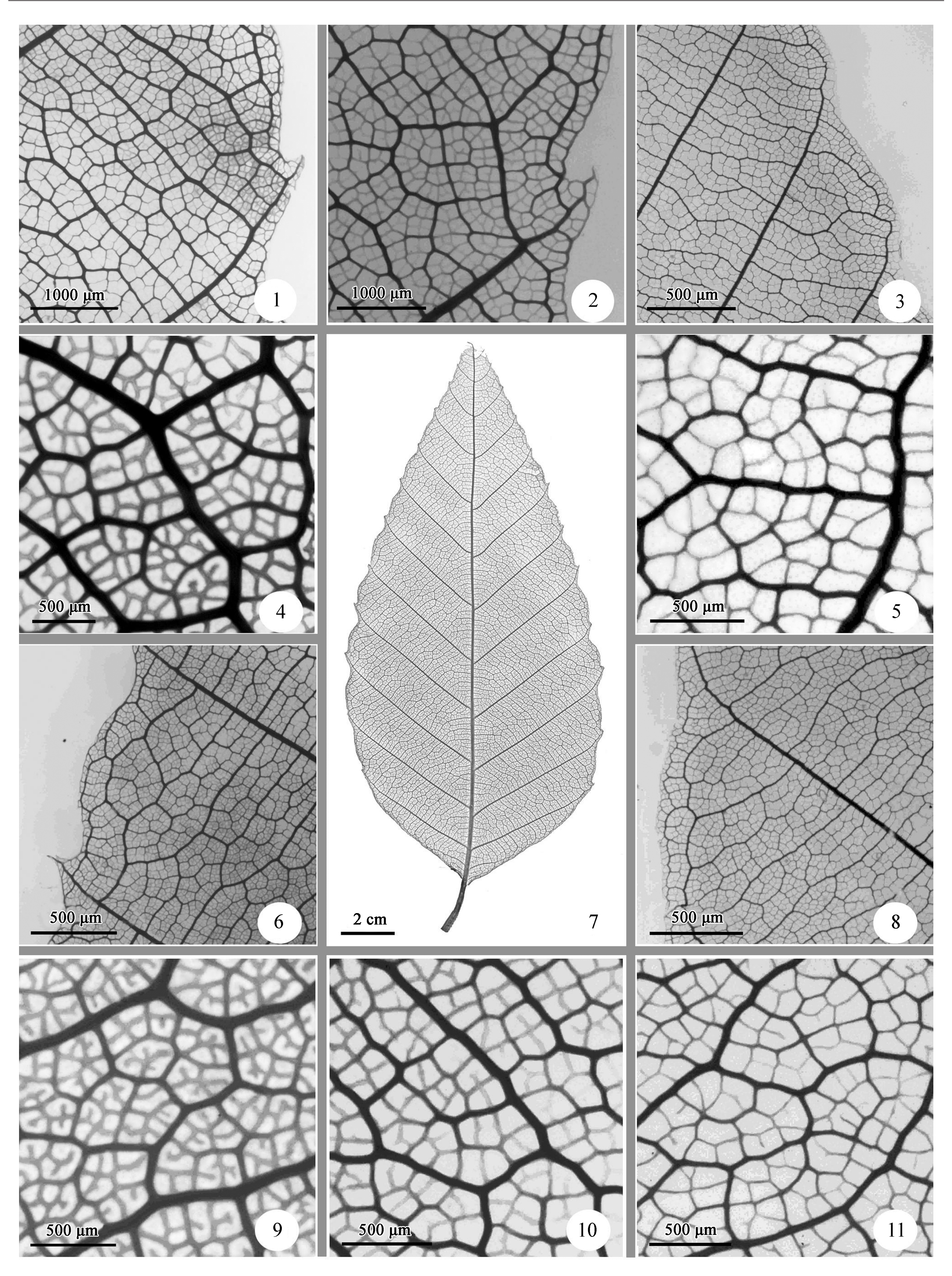


图1 水青冈属叶结构

Fig. 1 Leaf architecture of *Fagus* L.

1, 4, 7: *F. longipetiolata*; 2, 10: *F. hayatae*; 3, 5: *F. engleriana*; 6, 9: *F. lucida*; 8, 11: *F. crenata*

3　讨论

比较分析水青冈属叶结构的观察结果，发现该属有些叶结构特征比较稳定。例如二级脉的类型为半达缘脉和简单弓形脉，无二级间脉，二级脉不分支，三级脉贯穿型，脉间区发育较良好，小脉缺失、不分支或只有一个分支，边缘末级脉环形。水青冈属依据叶片有中型叶和偏小型叶，有时同一个种可能出现两种类型，叶片大小、叶形、叶基部形状、齿形以及齿的侧脉数目稳定性较差。叶的基部形状从宽楔形向近圆形过渡，其性状并无明显的种间区别。同一叶片的齿形及齿侧脉的数目在叶片基部、中部及顶部可能出现不同。比较了水青冈属不同的叶结构性状后发现，单凭某一性状很难对水青冈属所有种进行区别，而二级脉与更高级脉序构成的结构稳定且可形成种间差异，具有种级的分类学意义，叶结构研究结果支持 Huang 等（1999）的分类处理。基于水青冈属叶结构特征观察结果，编制了水青冈属植物的分种检索表：

种检索表

1. 羽状弓形脉序，二级脉叶缘内无分支，叶缘浅波状不具齿
  2. 无小脉，三级脉混合贯穿 ………………………………………… **米心水青冈 *F. engleriana***
  2. 无小脉或小脉无分支，三级脉波状对生贯穿 ………………………… **圆齿水青冈 *F. crenata***
1. 羽状半达缘脉序，二级脉叶缘内分支，叶缘浅波状具齿
    3. 中型叶，三级脉混合贯穿 ………………………………………… **水青冈 *F. longipetiolata***
    3. 偏小型叶，无小脉或小脉简单无分支
      4. 小脉简单无分支或一次分支，三级脉波状对生贯穿 ………………… **光叶水青冈 *F. lucida***
      4. 小脉缺失或不分枝，三级脉互生贯穿 ………………………………… **台湾水青冈 *F. hayatae***

基于水青冈属叶结构特征分析结果，参照 Zhou 等（1995）、Luo 和 Zhou（2002）壳斗科相关类群叶结构分析结果，结合重要外部形态学特征，编制水青冈属、栎属（栎亚属、青冈亚属）分属检索表如下：

属检索表

1. 雄花序为球状或头状；花药长 1.5~2 mm；坚果有 3 脊棱；二级脉为弓形或羽状半达缘脉，三级脉贯穿型，脉间区发育较好 …………………………………………………………………… **水青冈属 *Fagus***
1. 雄花序为柔荑花序；花药长 1.5~1 mm；坚果无脊棱；二级脉为达缘、弓形或真曲脉序，三级脉贯穿型，脉间区发育中等或良好
  2. 壳斗外壁的小苞片覆瓦状排列；中脉“Z”字形或直，二级脉为达缘或真曲脉，小脉简单或一次或二次分支，三级脉贯穿型，网眼发育良好或中等 ………………………… **栎亚属 *Quercus* subgenus *Quercus***
  2. 壳斗外壁的小苞片轮状排列；中脉直，二级脉为半达缘或弓形或真曲脉，小脉简单，稀分支，三级脉贯穿型或若贯穿型，网眼发育良好 ………………………… **青冈亚属 *Q.* subgenus *Cyclobalanopsis***

根据 Smiley 和 Huggins（1981）、Iljinskaja（1982）、Fotjanova（1988）、Manchester 和 Richard（2004）及 Grímsson 和 Denk（2005）对水青冈属化石叶的观察结果表明，水青冈属化石叶具有二级脉达缘（craspedodromous）、半达缘（semicraspedodromous）、假达缘（pseudocraspedodromous）和真曲脉（eucamptodromous）四种类型。Hummel（1983）根据水青冈属化石叶和现代叶特征，区别出 4 种水青冈属叶二级脉末端特征：简单达缘脉序（simple craspedodromous）、非典型半达缘脉序（non-typical semicraspedodromous 或 semicraspedodromous）、假达缘脉序（pseudocraspedodromous）及非典型环曲脉序（non-typical brochidodromous 或 brochidodromous）。本文对水青冈属 5 种植物的叶结构研究结果支持 Hummel（1983）的观点，具齿种类（*F. longipetiolata*、*F. lucida*、*F. hayatae*）为非典型的半达缘脉，不具齿种类（*F. engleriana*、*F. crenat*）为非典型环曲脉序即弓形脉。

按照 Hickey（1973）、Hickey 和 Wolfe（1975）以及 Hickey 和 Daylor（1991）的研究结果，可据次级叶脉及高级叶脉的特征将叶脉分为 1 级、2

级、3 级和 4 级，并且 1、2 级脉序是较低等植物类群的特征叶脉，而 3、4 级以上的脉序是较高等植物类群的特征叶脉。水青冈属 5 种植物叶结构至少具有 3、4 级较高级叶脉，甚至还有种类具小脉等高级脉序，如水青冈 *F. longipetiolata*（图 1：4）、光叶水青冈 *F. lucida*（图 1：9）、台湾水青冈 *F. hayatae*（图 1：10）和圆齿水青冈 *F. crenata*（图 1：11）。从叶脉等级推断水青冈属可能是壳斗科中较高等、特化的一个类群。叶结构研究结果支持李建强（1996b）的结论。

致谢 中国科学院华南植物园标本馆（IBSC）、广西植物研究所标本馆（IBK）提供本研究所需要的实验材料，广西师范大学生命科学学院梁士楚教授为本研究观察和照相提供了极大帮助，谨致谢意。

〔参 考 文 献〕

李浩敏，1987. 叶结构分析—鉴定被子植物叶化石的新方法［A］. 古生物研究的新技术和新方法［M］. 北京：科学出版社，54—62

谢淦，王宇飞，王青等译（Ellis B，Daly DC，Hickey LJ *et al.*，2009），2012. 叶结构手册（*Manual of Leaf Architecture*）［M］. 北京：北京大学出版社，1—224

Cao M（曹明），Cao LM（曹丽敏），Zhang DX（张奠湘）*et al.*，2009. Leaf architecture of *Zanthoxylum*（Rataceae）from China and its taxonomic significance［J］. *Guihaia*（广西植物），**29**（2）：163—170

Ellis B，Daly DC，Hickey LJ *et al.*，2009. *Manual of Leaf Architecture*［M］. New York：Cornell University Press

Fotjanova LI，1988. *Flora dalniego vostoka na rubeshe paleogena i neogena*（*na primere Sakhalina i Kamchatki*）［M］. Moscow：Nauka

Grímsson F，Denk T，2005. *Fagus* from the Miocene of Iceland：systematics and biogeographical considerations［J］. *Review of Palaeobotany and Palynology*，**134**（1）：27—54

Hickey LJ，1973. Classification of the Architecture of dicotyledonous leaves［J］. *American Journal of Botany*，**60**（1）：17—33

Hickey LJ，Wolfe JA，1975. The bases of angiosperm phylogeny：vegetative morphology［J］. *Annals of the Missouri Botanical Garden*，**62**：538—589

Hickey LJ，Daylor DW，1991. The leaf architecture of Ticodendron and the application of foliar characters in discerning its relationships［J］. *Annals of the Missouri Botanical Garden*，**78**：105—130

Hong BG（洪必恭），An SQ（安树青），1993. Preliminary studies on the geographic distribution of *Fagus* in China［J］. *Acta Botanica Sinica*（植物学报），**35**（3）：229—233

Huang CJ，Zhang YT，Bartholomew B，1999. Fagaceae［A］. In：Wu ZY，Raven PH（eds.），*Flora of China*［M］. Beijing：Science Press；St. Louis：Missouri Botanical Garden Press，**4**：314—315

Hummel A，1983. *The Pliocene Leaf Flora from Ruszów Near Źary in Lower Silesia*，*SW Poland*［M］. Warszawa：Wydawnictwa geologiczne

Iljinskaja IA，1982. *Fagus* L.［A］. In：Takhtajan AL（ed.），*Magnoliophyta Fossilia SSSR*［M］. Leninggrad：Nauka，**2**：60—73

Li HM（李浩敏），Hickey LJ，1988. Leaf architecture and systematics of the Hamamelidaceae sensu lato［J］. *Acta Phytotaxonomica Sinica*（植物分类学报），**26**（2）：96—110

Li JQ（李建强），1996a. The origin and distribution of the family Fagaceae［J］. *Acta Phytotaxonomica Sinica*（植物分类学报），**34**（4）：376—396

Li JQ（李建强），1996b. On the phylogeny of the Fagaceae［J］. *Acta Phytotaxonomica Sinica*（植物分类学报），**34**（6）：597—609

Luo Y，Zhou ZK，2002. Leaf architecture in *Quercus* subgenus *Cyclobalanopsis*（Fagaceae）from China［J］. *Botanical Journal of the Linnean Society*，**140**：283—295

Manchester SR，Dillhoff RM，2004. *Fagus*（Fagaceae）fruits，foliage，and pollen from the middle Eocene of Pacific northwestern North America［J］. *Canadian Journal of Botany*，**82**（10）：1509—1517

Smiley CJ，Huggins LM，1981. *Pseudofagus idahoensis* n. gen. et sp.（Fagaceae）from the Miocene Clarkia Flora of Idaho［J］. *American Journal of Botany*，**68**：741—761

Sun H（孙航），Chen J（陈介），Zhou ZK（周浙昆）*et al.*，1991. The leaf architecture and its taxonomic significance in genera *Albizia* and *Cylindrokeluhpa* from China［J］. *Acta Botanica Yunnanica*（云南植物研究），**13**（3）：241—253

Yu CH（喻诚鸿），Chen ZL（陈泽濂），1991. *Leaf Architecture*［M］. Beijing：International academic publisher，165—176

Zhang YT（张永田），1966. Ad stadium specierum sinensium Fagi L［J］. *Acta Phytotaxonomica Sinica*（植物分类学报），**11**（2）：115—128

Zhou ZK，Wilkinson H，Wu ZY，1995. Taxonomical and evolutionary implications of the leaf anatomy and architecture of *Quercus* L. subgenus *Quercus* from China［J］. *Cathaya*，**7**：1—34